Vestnik zoologii, **39**(3): 51—57, 2005

УДК 595.121:591.4

СТРОЕНИЕ ХОБОТКОВОГО АППАРАТА *VIGISOLEPIS SPINULOSA* (CESTODA, CYCLOPHYLLIDEA, HYMENOLEPIDIDAE)

В. Д. Гуляев[1], В. В. Ткач[2]

[1] *Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе, 11, Новосибирск, 630091 Россия E-mail: office@eco.nsc.ru*

[2] *Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина*

Получено 20 декабря 2003

Строение хоботкового аппарата *Vigisolepis spinulosa* (Cestoda, Cyclophyllidea, Hymenolepididae). Гуляев В. Д., Ткач В. В. — Описана морфология сложного хоботкового аппарата цестоды *Vigisolepis spinulosa* (Cholodkowski, 1906) Mathevossian, 1945, паразита бурозубок Европы. Описан морфо-функциональный тип чашевидного ростеллюма, способного выворачиваться наизнанку, формируя куполовидную структуру на вершине хоботка. Он отличается от мешковидного ростеллюма большинства Hymenolepididae отсутствием мышечной стенки на конусе ростеллюма и иным положением основных хоботковых крючьев на хоботке цестоды. При втягивании хоботка *Vigisolepis* в хоботковое влагалище крючья оказываются вне инвагинированного конуса ростеллюма. Выдвинуто предположение, что частичная редукция мышечной стенки ростеллюма обусловлена возникновением дополнительного фиксаторного отдела хоботка — вооруженного пробоскуса, выполняющего основную роль при внедрении в стенку кишечника хозяина.

Ключевые слова: Cyclophyllidea, Hymenolepididae, *Vigisolepis spinulosa*, морфология, хоботковый аппарат, чашевидный ростеллюм.

The Structure of the Rostellar Apparatus of *Vigisolepis spinulosa* (Cestoda, Cyclophyllidea, Hymenolepididae). Gulyaev V. D., Tkatch V. V. — The morphology of the complex rostellar apparatus of the cestode Vigisolepis spinulosa (Cholodkowski, 1906) Mathevossian, 1945, a parasite of European shrews is described. A cup-shaped morpho-functional type of the rostellum, able to turn inside out and to form a dome-shaped structure on the top of the rhynchus is described. It differs from the sacciform rostellum typical for most Hymenolepididae by the absence of a muscular wall on the rostellum conus and essentially different location of the main rostellar hooks on the rhynchus. When the Vigisolepis rhynchus pulls into the rostellar gain the hooks appear to be outside the invaginated rostellum conus. It is assumed that the partial reduction of the muscular wall of the rostellum is caused by the formation of an extra fixative segment of the rhynchus, namely, the proboscis armed with additional rostellar hooks playing the major role in the penetration into the intestinal wall of a host.

Key words: Cyclophyllidea, Hymenolepididae, *Vigisolepis spinulosa,* morphology, rostellar apparatus, cup-shaped rostellum.

Введение

Гименолепидида *Vigisolepis spinulosa* (Cholodkowski, 1906) Mathevossian, 1945 (syn.: *V. barbascolex* Spassky, 1949) — паразит бурозубок Европы — отличается своеобразным строением и вооружением хоботка. Помимо основных хоботковых крючьев, расположенных на разных уровнях, имеющих разную форму и длину, хоботок цестоды покрыт многочисленными вспомогательными крючьями. С. Вошэ (Vaucher, 1971), считая, что *V. spinulosa* и *Skrjabinacanthus jacutensis* Spassky et Morosov, 1959 имеют сходное вооружение хоботка, выделил сколекс этих цестод в особый морфологический тип (тип В). Однако своеобразие сколекса *V. spinulosa* не сводится только к специализированному вооружению. Помимо этого на вершине эвагинированного хоботка цестоды имеется характерное шаровидное вздутие. Данную апикальную хоботковую структуру описывали или изображали на рисунках сколекса практически все исследователи, изучавшие эту гименолепидиду (Cholodkowsky, 1906; Baer, 1932; Спасский 1949; Sołtys, 1952; Pojmanska, 1957; Rybicka, 1959; Прокопич, 1958; Генов, 1984). Между тем Е. М. Матевосян (1945), избравшая *Hymenolepis spinulosa* типовым видом рода *Vigisolepis* Mathevossian, 1945, не отразила этот специфический признак в тексте родового диагноза. Нет упоминаний о нем и в известных сводках млекопитающих (Скрябин, Матевосян, 1948; Спасский, 1954; Vaucher, 1971; Czaplinski, Vaucher, 1994). Однако Я. Прокопич (1958), рассматривая шаровидную структуру на хоботке *V. spinulosa* в качестве характерного признака цестоды, предложил

включить его в диагноз рода *Vigisolepis*, это побудило нас предпринять исследование морфологии хоботкового аппарата *V. spinulosa.*

Материал и методы

Исследованы несколько десятков экземпляров *Vigisolepis spinulosa*, собранных от бурозубок (*Sorex*) в центральной части Восточно-Европейской равнины и Карпатах. Мышечная система хоботкового аппарата изучена на тотальных препаратах сколекса. Сколексы цестод окрашены гематоксилином Эрлиха и дифференцированы в 0,1%-ном водном растворе железо-аммонийных квасцов. Вооружение хоботка исследовали на сколексах, помещенных в среду Фора-Берлезе.

Результаты

Хоботковый аппарат *V. spinulosa* сложный: хоботок (rhynchus) снабжен хоботковым влагалищем, простирающимся за линию заднего края присосок (рис. 1, Rh). Хоботок в эвагинированном состоянии длиннее сколекса, с хорошо раз-

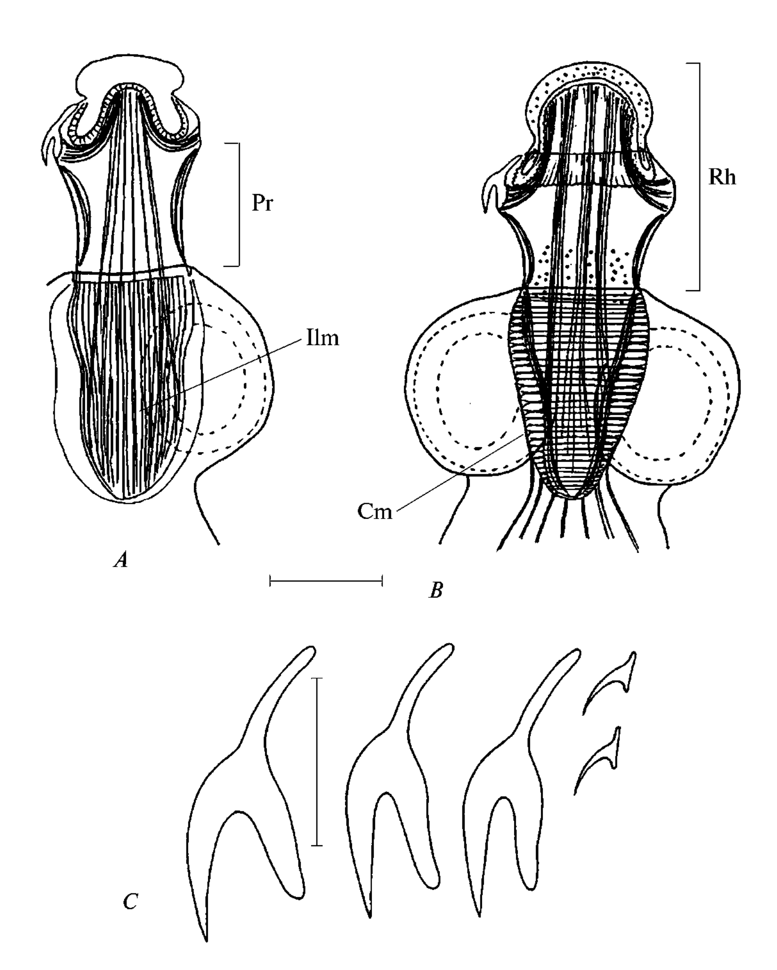


Рис. 1. Различные функциональные состояния сколекса *Vigisolepis spinulosa*: *A* — хоботок в процессе выворачивания чашевидного ростеллюма; *B* — полностью эвагинированный хоботок; *C* — основные и дополнительные хоботковые крючья; Pr — пробоскус, Rh — хоботок, Ilm — внутренние продольные мышцы хоботкового влагалища, Cm — кольцевые мышцы хоботкового влагалища. Масштабная линейка: *A*, *B* — 0,1 мм, *C* — 0,02 мм.

Fig. 1. Different functional states of the scolex of *Vigisolepis spinulosa: A* — rhynchus in the process of the cup-shaped rostellum turning inside out; *B* — completely evaginated rhynchus; *C* — main and additional rostellar hooks; Pr — proboscis, Rh — rhynchus, Ilm — internal longitudinal muscles of rostellar pouch, Cm — annulate muscles of rostellar pouch. Scale bar: *A*, *B* — 0.1 mm, *C* — 0.02 mm.

витым эвертильным стволовым отделом — пробоскусом (термин предложен в 1971 г. Л. П. Спасской и Ю. А. Спасским) (рис. 1, Pr). Внутри ростеллюма, т. е. апикальной мышечной структуры хоботка, находится незамкнутая, крупная полость, открывающаяся отверстием на вершине хоботка (рис. 2, R). Неинвагинирующая стенка ростеллюма образована наружными кольцевыми и внутренними

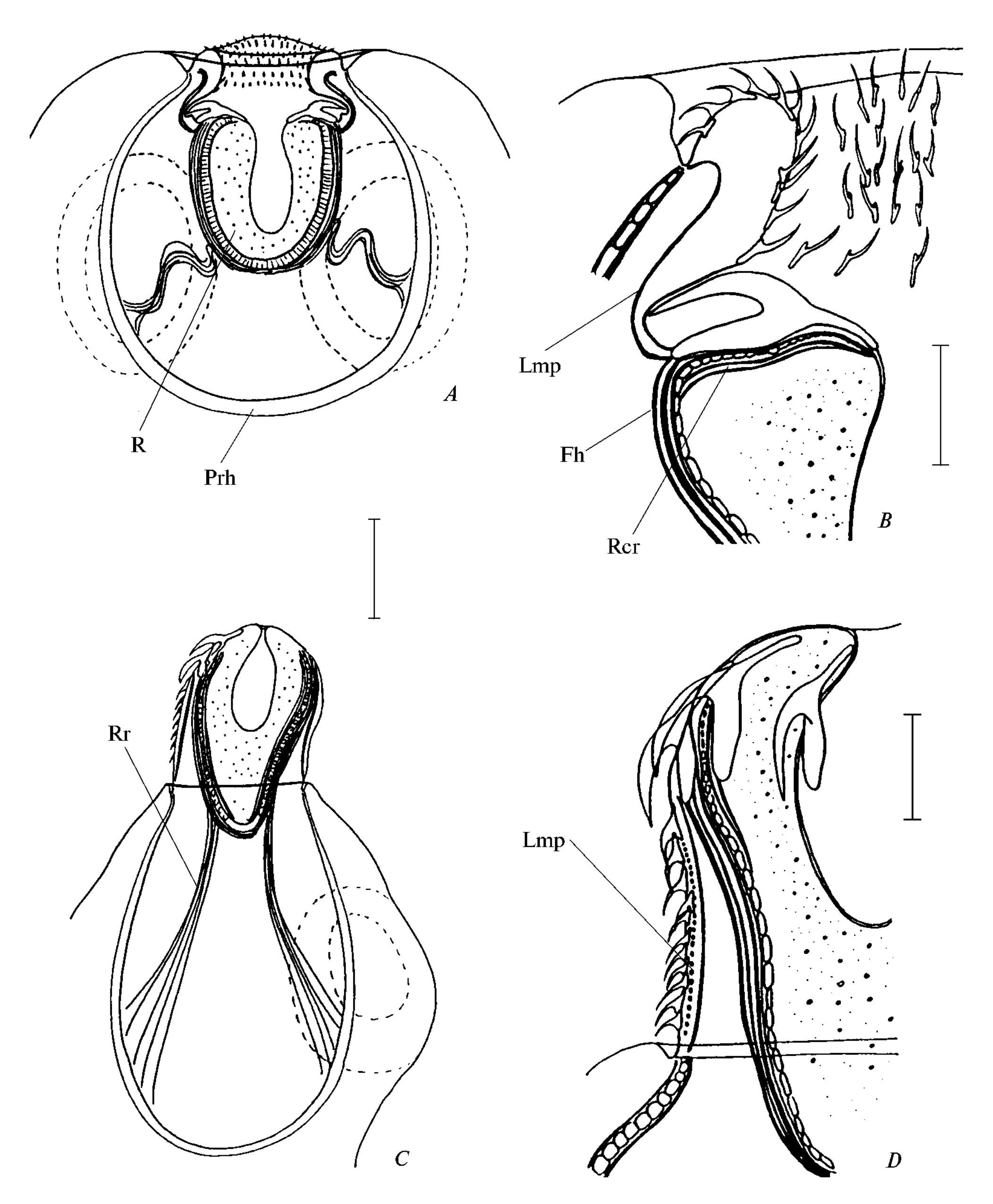


Рис. 2. Различные функциональные состояния сколекса *Vigisolepis spinulosa:* хоботок на ранней (*A*, *B*) и поздней (*C*, *D*) фазах эвагинации пробоскуса; R — ростеллюм, Prh — хоботковое влагалище, Lmp — продольная мускулатура пробоскуса, Fh — фиксаторы хоботковых крючьев, Rcr — ретракторы конуса ростеллюма, Rr — ретракторы ростеллюма. Масштабная линейка: *A*, *C* — 0,1 мм, *B*, *D* — 0,02 мм.

Fig. 2. Different functional states of the scolex of *Vigisolepis spinulosa:* rhynchus at the primary (*A*, *B*) and final (*C*, *D*) stages of the proboscis evagination; R — rostellum, Prh — rostellar pouch, Lmp — longitudinal muscles of proboscis, Fh — fixator of rostellar hooks, Rcr — retractor of rostellar conus ростеллюма, Rr — retractor of rostellum. Scale bar: *A*, *C* — 0.1 mm, *B*, *D* — 0.02 mm.

продольными мышцами, в то время как его инвагинированный отдел не имеет мышечной стенки. Поэтому ростеллярные железы располагаются непосредственно между тегументом вершины (апекса) хоботка и мышечной диафрагмой ростеллюма. В железистом слое ростеллюма по его периферии сохранились слабые и немногочисленные волокна ретракторов конуса ростеллюма (рис. 2, Rcr). В результате ростеллюм *V. spinulosa* имеет вид двуслойной чаши, наружный слой которой представлен мышечной диафрагмой, в то время как железистый слой выстилает ее изнутри. Вдоль наружной поверхности ростеллюма проходят крупные мышечные волокна фиксаторов основных хоботковых крючьев (рис. 2, Fh). К корневому отростку каждого из крючьев прикрепляется до 5 мышечных волокон. Имеется четыре крупных ретрактора ростеллюма (рис. 2, Rr), которые крепятся к стенке хоботкового влагалища в его задней трети. В пробоскусе помимо субтегументальных кольцевых мышц хорошо развит слой продольных мышечных волокон (рис. 2, Lmp).

Хоботковые крючья *V. spinulosa* гетероморфны (рис. 1). Они формируют сложную корону, располагаясь на разных уровнях. Выделяются 3 размерные группы крючьев: 6 крупных (0,036—0,037 мм), 4 средних (0,034 мм) и 8 мелких (0,031—0,032 мм). На пробоскусе имеются дополнительные хоботковые крючья. Наиболее крупные из них длиной 0,011—13 мм образуют 2 ряда (по 18—20 крючьев в каждом) позади основных хоботковых крючьев. Кроме этого на стволовом отделе хоботка (proboscis) находятся 6 обособленных полей из более мелких (0,009—0,010 мм) крючьев, два — латеральных и по два — на дорсальной и вентральной поверхностях хоботка. В каждом поле — 27—32 крючка.

Хоботковое влагалище объемное с утолщенной трехслойной мышечной стенкой. Средний слой образован крупными кольцевыми мышцами, наружный и внутренний — более многочисленными и мелкими продольными мышечными пучками. В ринхоцеле сосредоточены многочисленные железы хоботкового влагалища, к основанию которого прикрепляются пучки внутренней продольной мускулатуры стробилы (рис. 1).

В состоянии покоя хоботок (rhynchus) инвагинирован в хоботковое влагалище (рис. 2, *A*). Втягивание хоботка начинается инвагинацией ростеллюма, который принимает форму чаши с крупной внутренней полостью. В последующем инвагинирует стволовой отдел хоботка (proboscis). Крючья ввернутого хоботка инвертированы, т. е. обращены лезвиями вперед (Prokopic, 1956). Но при этом основные хоботковые крючья оказываются не внутри, как у прочих Pseudhymenolepidinae, а у вершины инвагинированного ростеллюма (рис. 2, *B*). Эвагинация хоботка обеспечивается сокращением хоботкового влагалища — гидропротрактора ростеллюма. На первом этапе фиксации в стенке кишечника хозяина эвагинирует стволовая часть хоботка (рис. 2, *B*, *D*). На втором, при более глубоком сокращении хоботковой сумки, ростеллюм выворачивается наизнанку: мышечная диафрагма основания оказывается внутри ростеллюма, в то время как его железистый слой обращается наружу, к тканям кишечника (рис. 1, *A*, *B*). При этом большая часть ростеллюма оказывается впереди основных хоботковых крючьев, образуя куполовидную структуру на вершине хоботка. Благодаря этому точка прикрепления передних фиксаторов основных крючьев выносится вперед, за их рукоятку.

Обсуждение

Филогенетически близкие к *Vigisolepis* Mathevossian, 1945 гименолепидиды, такие как *Skrjabinacanthus* Spassky et Morozov, 1959 или *Neoskrjabinolepis* Spassky, 1947, имеют сидячий хоботок (rhynchys) с очень коротким пробоскусом и ростеллюм мешковидного типа (рис. 3). Мешковидный ростеллюм, мышечные

волокна которого в основном сосредоточены в сплошной его мышечной стенке, представляет собой структуру, аналогичную кожно-мускульному мешку тела червей (Спасская, Спасский, 1971; Спасский, 1976). Внутреннее пространство мешковидного ростеллюма заполнено ростеллярными железами и ганглием (Поспехова и др., 1988). В ростеллюме выделяются его передняя часть — конус, в котором сосредоточены короткие косые мышцы, изменяющие его форму, и основание. Благодаря «гидроскелетной» организации мешковидный ростеллюм обеспечивает разнообразные изменения формы хоботка, способствующие его внедрению в стенку кишечника хозяина. Это широко распространенный среди Cyclophyllidea морфологический тип ростеллюма, стойко сохраняющий свою конструкцию в филогенезе большинства цепней со сложным хоботковым аппаратом.

Между тем куполовидная диафрагма на вершине эвагинированного хоботка *V. spinulosus* — ростеллюм, вторично утративший мешковидную организацию. Благодаря инвертированию чашевидного ростеллюма хоботок этой циклофиллидной цестоды вторично приобретает организацию, характерную для пробоскуса Trypanorhyncha. При этом структурные перестройки, сопровождавшие возникновение хоботкового аппарата *Vigisolepis*, затронули не только организацию ростеллюма. Поскольку хоботок *Vigisolepis*, в отличие от хоботков прочих Pseudhymenolepidinae, имеет размеры, сопоставимые с размерами сколекса, очевидно, что этот процесс сопровождался существенным увеличением размеров пробоскуса. Одновременно происходило усиление мускулатуры хоботковой сумки, играющей при фиксации роль гидропротрактора хоботка. Усложнилось строение ее стенки — появился дополнительный внутренний слой продольных мышц. Более высокое давление внутри ринхоцеля и усиление нагрузок на кожно-мускульный мешок хоботка компенсируется более мощным развитием его субтегументальной мускулатуры. Одновременно на поверхности хоботка *V. spinulosa* возникло дополнительное и разнообразное вооружение. Аналогичное вооружение на хоботке Hymenolepididae описано у *Tatria, Joyeuxilepis* (Schistotaeniidae) (Рыжиков, Толкачева, 1981) и *Echinorhynchotaenia* (Hymenolepididae) (Mahon, 1954), но особенно оно характерно для субапикальных хоботков цестод отряда Trypanoryncha. Примечательно, что у всех этих цестод длинные хоботки и сильная мускулатура хоботковых сумок. Очевидно, что сходство хоботковых

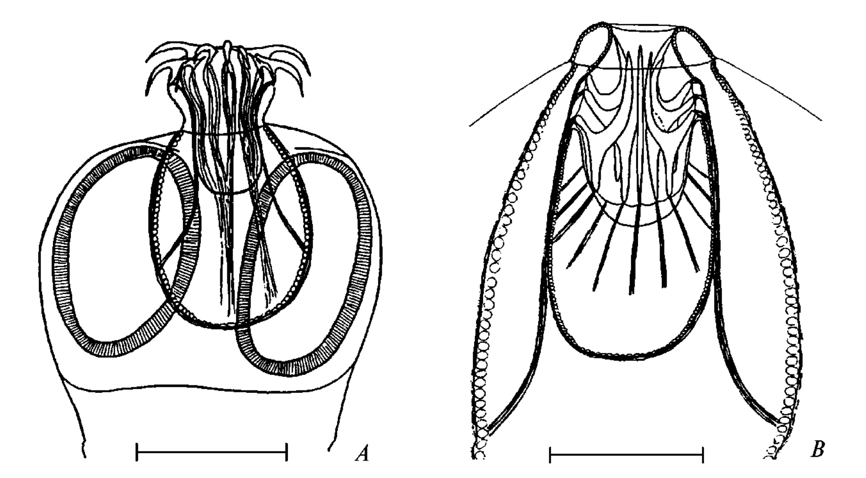


Рис. 3. Сколекс of *Skrjabinacanthus jacutensis* с выставленным (*A*) и втянутым (*B*) хоботком. Масштабная линейка: *A* — 0,1 мм, *B* — 0,05 мм.

Fig. 3. The scolex of *Skrjabinacanthus jacutensis* with a moved-out (*A*) and drawn-in (*B*) rhynchus. Scale bar: *A* — 0.1 mm, *B* — 0.05 mm.

аппаратов у столь филогенетически далеких цестод обусловлено общими функциональными причинами, т. е. аналогичным способом фиксации в кишечнике хозяина. У трипаноринх, субапикальные хоботки которых не имеют структур, гомологичных ростеллюму Cyclophyllidea (Гуляев, 1997), основную роль при фиксации играет вооруженная более крупными крючьями проксимальная часть пробоскуса, эвагинирующего в тканях кишечника хозяина наподобие стрекательной нити Cnidaria. У циклофиллидей с аналогичным способом фиксации основную роль при внедрении в стенку кишечника тоже выполняет проксимальный отдел апикального хоботка — вооруженный пробоскус, а ростеллюм функционирует только на заключительных стадиях заякоривания хоботка.

Очевидно, что в процессе становления хоботка *Vigisolepis* важной морфофункциональной предпосылкой послужило то, что пробоскус цепней — эвертильная структура, инвагинирующая при втягивании хоботка внутрь хоботкового влагалища и эвагинирующая при его возвратном движении. Для преобразования этой части хоботка в орган внутритканевой фиксации достаточно возникновения на ее поверхности шипов или крючьев. Пробоскус, вооруженный крючьями, уже способен внедряться в стенку кишечника, разрывая, раздвигая ее ткани. Данный способ фиксации обеспечивает более глубокое внедрение хоботка в ткани кишки по сравнению с анкерными хоботками прочих цепней. При этом изменяются фиксации ростеллюма: он выполняет лишь роль структуры, расклинивающей вершину хоботка внутри стенки кишечника. Поскольку при этом нагрузки на апикальные хоботковые крючья снижаются, они уменьшаются в размерах. Кроме того, у них происходит относительное увеличение корневого отростка, в то время как рукоятка уменьшается (*Vigisolepis*) или утрачивается (*Joyeuxilepis, Echinorhynchotaenia*). Тем самым, в процессе становления хоботкового аппарата *Vigisolepis* возникновение новой дополнительной фиксаторной структуры сопровождалось перераспределением функций фиксации между разными отделами хоботка.

Очевидно, что постепенная утрата ростеллюмом *Vigisolepis* ведущей роли в заякоривании в стенке кишечника хозяина в конечном итоге привела к редукции мышечной стенки конуса и его ретракторов. Важную роль в новом механизме фиксации хоботка сыграло усиление мышечной стенки хоботкового влагалища, создающее внутри хоботкового аппарата более высокое давление и обеспечивающее энергичное выворачивание пробоскуса. Однако при этом стенки кожно-мускульного мешка в разных его участках должны обладать одинаковой механической прочностью, так как давление в жидкостях предается равномерно во всех направлениях. Между тем, у хоботков с типичным мешковидным ростеллюмом стенка вершины значительно тоньше, чем в его стволовой части. Это позволяет понять, почему мышечная стенка основания ростеллюма *Vigisolepis* не подверглась редукции — в инвертированном положении она образует прочную стенку хоботка между хоботковыми крючьями. Подобное строение ростеллюма обеспечивает одинаковую механическую прочность стенок вершины и пробоскуса. В результате этих перестроек ростеллюм *V. spinulosa* вторично утратил мешковидную организацию и приобрел вид полусферической мышечной диафрагмы на вершине хоботка. Примечательно, что мешковидный ростеллюм не обнаружен и у *Echinorhynchotaenia,* имеющей очень длинный пробоскус (Mahon, 1954).

В конечном итоге редукция мышечной стенки конуса ростеллюма повлекла за собой вторичную утрату морфологической связи с ним основных хоботковых крючьев. Поэтому при втягивании хоботка *Vigisolepis* в хоботковое влагалище крючья оказываются вне инвагинированного конуса ростеллюма, в то время как у прочих Pseudhymenolepidinae они находятся внутри него (Czaplinski, Vaucher, 1994).

На основании вышеизложенного мы выделяем специализированный ростеллюм *Vigisolepis* в самостоятельный морфологический тип, который предлагаем

назвать чашевидным. Очевидно, что полученные нами сведения о строении хоботкового аппарата *Vigisolepis* должны быть включены в новую редакцию диагноза рода.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант 02—04—48046).

Генов Т. Хелминти на насекомоядните бозайници и гризачите в България. — Sofia : Изд-во На Българската Академия на Науките, 1984. — 347 с.

Гуляев В. Д. Возникновение и гомология хоботкового аппарата Trypanorhyncha (Plathelminthes: Cestoda) // Зоол. журн. — 1997. — **76**, № 4. — С. 402—408.

Матевосян Е. М. Многорядное вооружение сколекса у цестод семейства Hymenolepididae // Докл. АН СССР. — 1945. — **50**. — С. 531—532.

Поспехова Н. М., Краснощеков Г. П., Плужников Л. Т. Железистый аппарат хоботка Dilepis undula (Cestoda, Dilepididae) // Паразитология. — 1988. — **22**, вып. 1. — С. 14—20.

Прокопич Я. К гельминтофауне бурозубок рода Sorex в Чехословакии // Зоол. журн. — 1958. — **37**, № 2. — С. 174—182.

Рыжиков К. М., Толкачева Л. М. Аколеаты — ленточные гельминты птиц. Т. 10. Основы цестодологии.— М. : Наука, 1981. — 216 с.

Скрябин К. И., Матевосян Е. М. Гименолепидиды млекопитающих // Тр. Гельминтол. лаб. АН СССР. — 1948. — **1**. — С. 15—92.

Спасская Л. П., Спасский Ю. А. Субституция и усиление функций фиксации у Echinorhynchotaenia (Cestoda: Cyclophyllidea) // Паразиты животных и растений. — Кишенев : Штиинца, 1971. — Вып. 6. — С. 14—19.

Спасский А. А. Новая цестода — Vigisolepis barbascolex, n. sp. и замечания по составу трибы Hymenolepaea Skrjabin et Mathevossian, 1949 // Тр. Гельминтол. лаб. АН СССР. — 1949. — **2**. — С. 50—54.

Спасский А. А. Классификация гименолепидид млекопитающих // Тр. Гельминтол. лаб. АН СССР. — 1954. — **7**. — С. 120—167.

Спасский А. А. Хоботковый аппарат цепней и типы его строения // Изв. АН МолдССР. Сер. биол. и хим. н. — 1986. — № 1. — С. 51—54.

Baer J. G. Contribution à la faune helminthologique de Suisse // Rev. suisse zool. — 1932. — **39**, N 1. — P. 1—56.

Cholodkowsky N. Cestodes nouveaux ou peu connus. Première série // Arch. Parasit. — 1906. — **10**, N 3. — P. 332—347.

Czaplinski B., Vaucher C. Famely Hymenolepididae // Keys to the Cestodes Parasites of Vertebrates / Eds L. F. Khalil, A. Jones & R. A Bray. — Wallingford : CAB INTERNATIONAL, 1994. — P. 595—663.

Mahon J. Contributions to the helmint fauna of tropical Africa. Tapeworms from the Belgian Congo // Annales du Musée Royal du Congo Belge, C-Zoologie. Ser. 5. — 1954. — **1**, N 2. — P. 141—261.

Pojmanska T. Pasozyty wewnetrezne (Cestoda, Trematoda) drobnych ssakow polnych z ocolic Turwi kolo Posnana // Acta parasit. Pol. — 1957. — **5**, N 7. — P. 117—161.

Prokopic J. A description of the cysticercoid of the cestode Vigisolepis spinulosa (Cholodkowsky, 1906) found in Collembola // Folia parasit. — 1968. — **15**. — P. 268

Rybicka K. Tapeworms of the forest micromammalians (Rodentia and Insectivora) from Kampinos Wilderness // Acta parasit. Pol. — 1959. — **7**, N 18. — P. 393—422.

Soltys A. Pasozyty wewnetrezne rujowki aksamitnei (Sorex araneus L.) Bialowieskiego Parcu Narodowego // Ann. Univ. M. Curie-Scladowska S. T. C. — 1952. — **6**, N 5. — P. 165—209.

Vaucher C. Les Cestodes parasites de Soricidae d'Europe. Etude anatomique, révision, taxanomique et biologie // Rev. Suisse zool. — 1971. — **78**, fasc. 1, N 1. — P. 1—113.